

Neue Nachweise bi- und unisexueller "Populationen" von *Megabunus lesserti* (Opiliones: Phalangidae) in den Nordostalpen

Christoph Muster*, Bianca Böttcher, Christian Komposch & Barbara Knoflach

Abstract: Bisexuals surrounded by all-female clones: new records of *Megabunus lesserti* (Opiliones: Phalangidae) in the northeastern Alps. New data on the sex ratio of 16 populations of the endemic harvestman *Megabunus lesserti* Schenkel, 1927 in the northeastern Alps confirm the previously assumed pattern of geographic parthenogenesis. Bisexuals inhabit a small area between the eastern margin of the Northern Calcareous Alps and the Ennstaler Alps, which was not covered by ice during the last (Würm) glaciations. Postglacially recolonized areas are occupied by parthenogenetic clones. Some all-female samples were found in close geographic proximity to bisexual populations. Apparently isolated occurrences at the western (Ammergau Alps) and southwestern (Carinthian) limits of the range proved to consist exclusively of females. A single male recorded in the Karwendel Mts. near Innsbruck is interpreted preferentially as a case of spanandry, being a fatherless "mistake" without any significant function.

key words: Austria, Eastern Alps, faunistics, geographic parthenogenesis, harvestmen, Opiliones, sex ratio, spanandry.

Dem Vorkommen des „Nördlichen Riesenauges“ *Megabunus lesserti* Schenkel, 1927 (Abb. 1, 2) in den Nordostalpen ist in den letzten Jahren verstärkte Aufmerksamkeit gewidmet worden, zum einen wegen des seltenen Phänomens geographischer Parthenogenese, zum anderen wegen mutmaßlicher Glazialresistenz am Nordalpenrand. Die Verbreitungsdaten wurden von KOMPOSCH (1998) und MUSTER (2000) zusammenfassend dargestellt. Demnach umfasst das geschlossene Areal die Nördlichen Kalkalpen etwa von der Raxalpe bis zum Achenseegebiet, mit möglicherweise isolierten Vorposten im Ammergebirge und in den Gurktaler Alpen. Bisher gab es jedoch nur einen sicheren Fundort von Männchen, die Felswände am Mittersee bei Lunz in Niederösterreich (THALER 1963). Aufgrund dieses Verbreitungsmusters wurde vermutet, dass ein

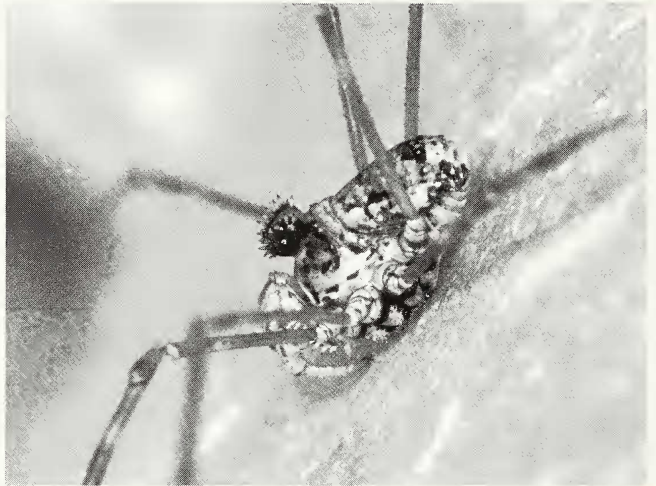


Abb. 1: Erstes Foto eines Männchens von *Megabunus lesserti* (Halltal bei Innsbruck). Foto: B. Knoflach.

Fig. 1: *Megabunus lesserti*, first photograph of the male (Halltal near Innsbruck, Austria). Photograph: B. Knoflach.

Dr. Christoph MUSTER* und Bianca BÖTTCHER, Universität Leipzig, Institut für Biologie II, Molekulare Evolution und Systematik der Tiere, Talstraße 33, D-04103 Leipzig. E-Mail: muster@rz.uni-leipzig.de

Dr. Christian KOMPOSCH, Ökoteam – Institut für Faunistik und Tierökologie, Bergmannsgasse 22, A-8010 Graz. E-Mail: c.komposch@oekoteam.at

Dr. Barbara KNOFLACH, Institut für Zoologie und Limnologie, Leopold-Franzens-Universität Innsbruck, Technikerstrasse 25, A-6020 Innsbruck, E-Mail: konrad.thaler@uibk.ac.at, barbara.knoflach@uibk.ac.at

Zusammenhang zwischen Glazialgeschichte und Reproduktionsmodus bestehen könnte: bisexuelle Populationen wären auf die eisfreien Refugien am Ostalpenrand beschränkt, während die Rückwanderung in ehemals vergletscherte Gebiete durch parthenogenetische Klone erfolgte (MUSTER 2000). Zur chorologischen Überprüfung dieser Hypothese wurden in den Sommermonaten 2004 und 2005 gezielte Aufsammlungen im östlichen und südlichen Verbreitungsgebiet durchgeführt,

wobei nach Möglichkeit größere Serien gesammelt wurden, um das Geschlechtsverhältnis der Populationen zu ermitteln. Aus diesem Grund wurden auch bereits bekannte Fundorte erneut aufgesucht. Außerdem werden neue Details vom westlichen und südwestlichen Arealrand bekannt gemacht. Da von dort bisher nur Einzel Exemplare nachgewiesen waren, erklärte KOMPOSCH (1998) die weitere Erforschung von Lokalverbreitung und Populationsstruktur als „dringend notwendig“.

Nachweise

Die Abgrenzung der Gebirgszüge erfolgt in Anlehnung an die Einteilung der Ostalpen durch den Alpenverein (GRASSLER 1984).

Österreich.

Niederösterreich.

Ybbstaler Alpen. Lunz, Felswände W Mittersee, 850 m, 47°49' N, 15°04' E, Kalkfelswand im Fichten-Buchen-Wald, 11 ♂♂ 6 ♀♀, 14. Juni 2005, leg. CM/BS,

Bestätigung des Fundortes von K. Thaler 1961 (THALER 1963). Rax und Schneeberggruppe. Schneeberg N-Abfall, Fadenwände, 1600-1650 m, 47°47' N; 15°48' E, Felsbereiche in Grasheide, 1 ♂ 16 ♀♀, 16. Juni 2005 leg. CM/BS.

Steiermark.

Totes Gebirge. NW Abfall Elm, 500 m SW Pühringer Hütte, ca. 1700 m, 47°41' N, 13°57' E, Kalkfelswand im Latschengürtel, nur an feuchten, überrieselten Stellen, 11 ♀♀, 3 juv., 21. Juni 2005, leg. CM/BS. Mürzsteiger Alpen. Oberes Mürztal, W Wasserfall zum Toten Weib, S Frein a. d. Mürz, 855 m, 47°43' N, 15°29' E, Kalkfelswand in feuchter Klamm, 8 ♀♀, 15. Juni 2005, leg. CM/BS, Bestätigung des Fundortes von E. Kreissl 1988 (KOMPOSCH 1998). Hochschwabgruppe. Vorderberger Griesmauer oberhalb Leobner Hütte, 1850 m, 47°32' N, 14°58' E, Felsbereiche oberhalb Waldgrenze in S-Exposition, 1 ♂ 3 ♀♀, 20. Juni 2005, leg. CM/BS. Ennstaler Alpen. Gesäuse, oberhalb Oberst-Klinke-Hütte, S-Abfall Kalbing, ca. 1800 m, 47°32' N, 14°31' E, kleine Felswände und Kalkblöcke in Grasheide, 4 ♂♂ 12 ♀♀, 19. Juni 2005, leg. CM/BS. - Nationalpark Gesäuse, Sulzkarhund



Abb. 2: Geschlechtsdimorphismus bei *Megabunus lesserti*. Weibchen (links) und Männchen (rechts) von Lunz, Niederösterreich. Foto: C. Muster/B. Scheibe.

Fig. 2: Sexual dimorphism in *Megabunus lesserti*. Female (left) and male (right) from Lunz, Lower Austria. Photograph: C. Muster/B. Scheibe.

E-Seite, SSW Hochzinödl, E Hochtor, SW Hieflau, 1750 m, 47°33' N, 14°39' E, frei stehender Kalkfelsen mit regengeschützten Überhängen, 3 ♂♂, 1 ♀, 13. Juli 2005, leg. CK/Klara Brandl. - Ibidem, 2 ♀♀, 22. Juli 2005, leg. K. Brandl/G. Kunz. - Nationalpark Gesäuse, Zinödl, SSW Zinödlhütte, Hochzinödl NE-Flanke, WSW Hieflau, 1650 m, 47°34' N, 14°40' E, Kalkfelsen in Latschenfeld, 7 ♂♂, 3 ♀♀, 14. Juli 2005, leg. CK/K. Brandl. - Nationalpark Gesäuse, E Steinkar, Hochzinödl ENE-Flanke, SW Hieflau, 1660 m, 47°34' N, 14°41' E, Fuß von Kalkfelsenwand neben Erosionsrinne, 4 ♂♂, 14. Juli 2005, leg. CK/K. Brandl. - Nationalpark Gesäuse, Gstatterstein N-Flanke, ENE Gstatterboden, W Hieflau, 1120 m, 47°35' N, 14°40' E, nordexponierte Kalkfelsenwand in Ahorn-Fichten-Buchen-Lärchenwald, 2 ♂♂, 13. August 2005, leg. J. Komposch/A. Wilfling. Rottmanner und Wölzer Tauern. Sunkmauer NW Hohentauern, 1150 m, 47°27' N, 14°28' E, Kalkfelsenwand im Hangmischwald, 10 ♀♀, 19. Juni 2005, leg. CM/BS. Nockberge. Wintertaler Nock, NW-Abfall zum Diesling See, ca. 2000 m, 46°57' N, 13°57' E, Silikatfelswand und Blockwerk, 4 juv., 18. Juni 2005, leg. CM/BS.

Kärnten.

Hohe Tauern. Hafnergruppe. Naturschutz- und Natura 2000-Gebiet Inneres Pöllatal W Katschberg, WNW Rennweg, Ochsenkopf NE-Seite, 300 m W Lanisch-Ochsen-Hütte, 2100 m, 47°04' N, 13°26' E, überhängender Kalkfelsblock, 1 ♀, 10. August 2004, leg. CK. - Kessel S Lanisch-Ochsen-Hütte, unterhalb Liesersprung, 1980-2000 m, 47°03' N, 13°27' E, trockene bis mäßig feuchte, regengeschützte und flechtenreiche Kalkfelswand, 6 ♀♀, 11. August 2004, leg. CK.

Nordtirol.

Karwendel. Halltal, Felsnische beim Bettelwurfbründl, 1000 m, 47°19' N, 11°30' E. 1 ♂, 4. Juni 2005, leg. K. Thaler, 10 ♀♀, 7. Juni 2005, leg. K. Thaler/BK.

Deutschland.

Bayern.

Ammergauer Alpen. Krähe N-Seite, 2,5 km SW Kenzen-Hütte, ca. 1700 m, 47°33' N, 10°50' E, TK 8430, feuchter, überrieselter Fels am Fuß einer Kalksteilwand, 18 ♀♀, 16. Juli 2004, leg. CM.

Diskussion

Die Resultate bestätigen im Wesentlichen das erwartete Verbreitungsmuster. In einem kleinen Bereich zwischen Ostalpenrand und Ennstaler Alpen im Westen kommen verbreitet bisexuelle Populationen vor (Abb. 3). Dieses Gebiet ist als "Massif de Refuge" hinlänglich bekannt (MERXMÜLLER 1952, HOLDHAUS 1954). Allerdings konnte nur am Mittersee bei Lunz (11 ♂♂, 6 ♀♀) sowie im Gesäuse (20 ♂♂, 18 ♀♀) ein ausgeglichenes bzw. zugunsten der Männchen verschobenes Geschlechtsverhältnis festgestellt werden. In allen anderen Serien überwiegen die Weibchen. Ob die stark Weibchen-dominierte Population am Schneeberg eine Beteiligung parthenogenetischer Klone auch am äußersten Alpenostrand indiziert, muss durch weitere Untersuchungen (z. B. Zustand der Receptacula seminis) geklärt werden. TSURUSAKI (1986) berichtet von derartigen ge-

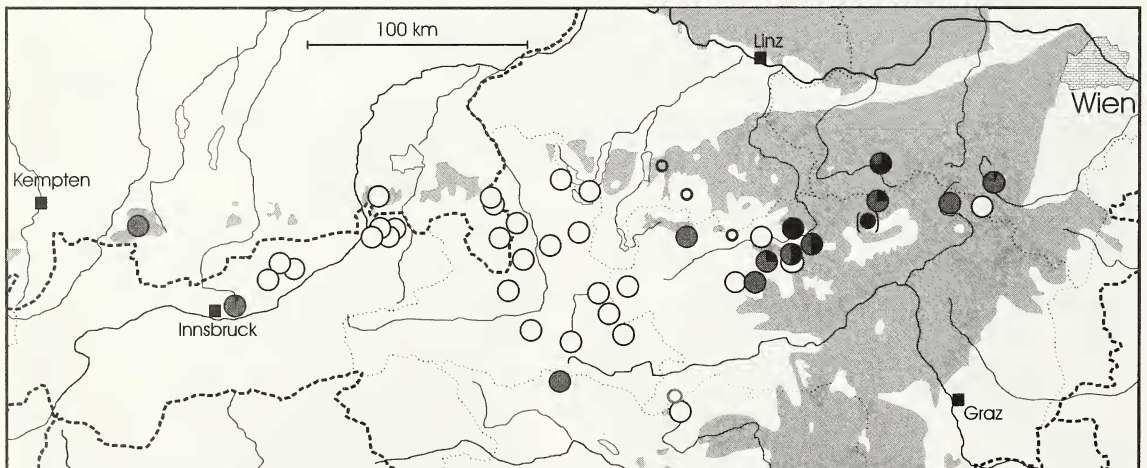


Abb. 3: Geschlechtsverhältnis an den Fundorten von *Megabunus lesserti* in den Ostalpen. Schwarz - Anteil der Männchen. Dunkelgrau - Fundorte mit neuen Daten. Kleine Kreise - nur Juvenile. In Klammern: alter Männchen-Nachweis unsicherer Herkunft (s. KOMPOSCH 1998). Während des maximalen Eisvorstoßes zur Würm-Eiszeit unvergletschert gebliebene Bergregionen sind hellgrau dargestellt.

Fig. 3: Sex ratio at the known localities of *Megabunus lesserti* in the Eastern Alps. Black - ratio of males. Dark-grey - localities of the new data presented here. Small circles - juveniles only. The uncertain, old record of a male is shown in brackets (cf. KOMPOSCH 1998). Unglaciated mountainous areas during the Würm maximum are highlighted in light-grey.

mischten Reproduktionssystemen bei japanischen *Leiobunum*. Bemerkenswert sind offenbar rein parthenogenetische Vorkommen auch im Osten des Verbreitungsgebietes, vor allem in tieferen Lagen (Mürztal, Sunkmauer).

Selbstverständlich ist bei einem derartigen Vergleich der Geschlechtsverhältnisse die Phänologie zu berücksichtigen. Da die Aufsammlungen 2005 alle im Juni, die im Nationalpark Gesäuse 2004 auch größtenteils in der ersten Julihälfte stattfanden, dürfte der Einfluss auf die Ergebnisse zu vernachlässigen sein. Lediglich von den neuen Fundorten in Kärnten liegen ausschließlich relativ späte Daten vor, so dass hier ein Auftreten von Männchen im Frühsommer nicht völlig ausgeschlossen werden kann.

Die neuen Aufsammlungen in Bayern und Kärnten bekräftigen den unisexuellen Charakter der westlichen und südlichen Arealvorpösten. Die beiden bisherigen Fundorte in Kärnten lassen vermuten, dass auf Kalkinseln inmitten der silikatischen Grundmatrix noch weitere Vorkommen zu erwarten sind. Auf steirischer Seite der Gurktaler Alpen konnten Juvenile auch auf silikatdominiertem Gestein (Wintertaler Nock) festgestellt werden, so dass die strikte Bindung an Karbonate (MARTENS 1978) hier zu hinterfragen ist. Die Populationsdichte scheint an solchen Standorten allerdings deutlich geringer zu sein. Auch hatten die Ende Juni angetroffenen Individuen gerade die halbe Körpergröße ihrer Artgenossen aus den Nördlichen Kalkalpen erreicht. Weiterführende Untersuchungen für eine statistische Analyse dieses Sachverhaltes erscheinen lohnend. Die südlichsten Fundorte von *M. lesserti* sind nunmehr nur ca. 50 km vom nördlichen Arealrand der vikariierenden Schwesterart *M. armatus* (Kulczyński, 1887) aus den südlichen Kalkalpen entfernt. Mit Parapatric ist dennoch nicht zu rechnen, da eine klare Trennung durch Teile der silikatischen Zentralalpen gegeben ist, in denen keine der Arten vorkommt. Dies entspricht dem klassischen Verbreitungsmuster von Faunenelementen der Südöstlichen bzw. Nördlichen Kalkalpen (z. B. KLEMM 1974 für die Schneckenfauna).

In Tirol werden seit einigen Jahren immer weiter westlich gelegene Lokalitäten bekannt. Während MARTENS (1978) und THALER (1979) noch das Rofan als westliche Verbreitungsgrenze angaben, veröffentlichte THALER (2002) bereits

einen Fundort 7 Kilometer westlich des Achensees. Das nun entdeckte Vorkommen im Halltal bei Innsbruck liegt noch einmal 15 Kilometer weiter im Südwesten. Eine rezente Arealerweiterung ist nicht auszuschließen, wenn man der Schilderung Konrad Thalers folgt: „Als ich mich als Letzter der Exkursion beim Hinausgehen zum Trinken anschickte, sah ich am Fels einen sich bewegenden Weberknecht ... in früheren Jahren meist *Leiobunum*, auch *Gyas* ... doch diesmal war es anders. ... Aus diesem Brunnen habe ich jedesmal getrunken, und beim Passieren des Fluchtsteiges jedesmal so ein bisschen an den Fels geschaut ...“ Die besondere Bedeutung des Fundes geht aus den folgenden Zeilen hervor: „Zuhause war der Schock groß: ein Männchen. Mit Barbara habe ich dann nachgesammelt: 10 Weibchen ... Habitus wie *lesserti*, also mit Rückensattel, Palpentarsus beim Männchen mit wenigen Körnern, die Glans aber nach den Abb. bei Martens m. E. eher *armatus* ähnelnd ...“ (K. Thaler in litt.). Es erscheint dennoch wenig wahrscheinlich, dass im Karwendel tatsächlich bisexuelle Populationen vorkommen. Eher dürfte es sich um ein vaterloses "Ausnahmемännchen" (SEILER 1960) handeln, wie sie auch bei anderen Taxa mit geographischer Parthenogenese gelegentlich angetroffen werden, z. B. bei der Sackträgermotte *Dablica triquetrella* (HÜBNER, 1813) (siehe SEILER 1960) oder dem Diplopoden *Nemasoma varicorne* C. L. Koch, 1847 (siehe ENGHOFF 1976a). Die abweichende Genitalmorphologie könnte auf die fehlende Wirkung stabilisierender Selektion zurückzuführen sein. Erhöhte Variabilität ist bei funktionslos gewordenen Strukturen durchaus zu erwarten (ENGHOFF 1976b).

Die Verbreitungsgeschichte des regional parthenogenetischen Weberknechtes *Megabunus lesserti* wirft noch immer viele Fragen auf. So ist nicht auszuschließen, dass dieses Phänomen auf die Wirkung des weit verbreiteten Bakteriums *Wolbachia* zurückzuführen ist. Ein nicht unerheblicher Anteil terrestrischer Arthropoden trägt solche parasitischen Bakterien im Cytoplasma. Diese werden nur mütterlicherseits vererbt und können die Reproduktion ihrer Wirte auf vielfältige Weise manipulieren (STOUTHAMMER et al. 1999). Besonders häufig ist eine erhöhte embryonale Mortalität der Männchen festzustellen, die zu großer Seltenheit („spanandry“) oder auch dem gänzlichen Fehlen von Männchen in Populationen

führen kann. Bei der oben erwähnten Psychidae *Dablica triquetrella* konnten jedoch keine *Wolbachia*-Infektionen nachgewiesen werden (GRAPUTTO et al. 2005). Mit der bereits begonnenen Analyse der genetischen Variabilität über das gesamte Areal von *Megabunus lesserti* sollen weitere Antworten zur Phylogeographie gefunden werden.

Dank

Klara Brandl, Gernot Kunz, Harry Komposch und Alois Wilfling sei für Sammelhilfen bzw. das Überlassen von Tiermaterial gedankt. Die Nationalparkverwaltung Gessäuse (Mag. D. Kreiner, Dr. L. Zechner) sowie das Amt der Kärntner Landesregierung, Abt. 20 - Naturschutz (Dr. C. Wieser, Mag. B. Gutleb) unterstützten Teile der Arbeiten logistisch und finanziell.

Literatur

- ENGHOFF H. (1976a): Parthenogenesis and bisexuality in the millipede, *Nemasoma varicorne* C. L. Koch, 1847 (Diplopoda, Blaniulidae). Morphological, ecological and biogeographical aspects. – Vidensk. Meddr dansk naturh. Foren. 139: 21-59
- ENGHOFF H. (1976b): Taxonomic problems in parthenogenetic animals. – Zool. Scripta 5: 103-104
- GRAPUTTO A., T. KUMPULAINEN & J. MAPPES (2005): Phylogeny and evolution of parthenogenesis in Finnish bagworm moth species (Lepidoptera, Psychidae, Naryciinae) based on mtDNA markers. – Ann. Zool. Fennici 42: 141-160
- GRASSLER F. (1984): Alpenvereinsinteilung der Ostalpen. – Alpenvereinsjahrbuch 108: 215-224
- HOLDHAUS K. (1954): Die Spuren der Eiszeit in der Tierwelt Europas. – Abh. zool.-bot. Ges. Wien 18: 1-493
- KLEMM W. (1974): Die Verbreitung der rezenten Land-Gehäuse-Schnecken in Österreich. Denkschr. Österr. Akad. Wiss., math.-nat. Kl. 117: 1-503
- KOMPOSCH C. (1998): *Megabunus armatus* und *lesserti*, zwei endemische Weberknechte in den Alpen (Opiliones: Phalangüidae). – Carinthia II 188/108: 619-627
- MARTENS J. (1978): Spinnentiere, Arachnida: Weberknechte, Opiliones. In: SENGLAUB K., H.-J. HANNEMANN & H. SCHUHMAN (Hrsg.): Die Tierwelt Deutschlands und der angrenzenden Meeresteile, Teil 64. Fischer, Jena. S. 1-464
- MERXMÜLLER H. (1952): Untersuchungen zur Sippen-gliederung und Arealbildung in den Alpen. Teil I. – Jb. Ver. Schutze Alpenpfl. und -Tiere 17: 96-133
- MUSTER C. (2000): Arachnological evidence for glacial refugia in the Bavarian Alps. – Ekológia 19, Supplement 3: 181-192
- SEILER J. (1960): Untersuchungen über die Entstehung der Parthenogenese bei *Solenobia triquetrella* F. R. (Lepidoptera, Psychidae). II. Mitteilung. Analyse der diploid parthenogenetischen *Solenobia triquetrella*. Verhalten, Aufzuchtresultate und Zytologie. – Chromosoma 11: 29-102
- STOUTHAMMER R., J.A.J. BREEUWER & G.D.D. HURST (1999): *Wolbachia pipientis*: microbial manipulator of arthropod reproduction. – Annu. Rev. Microbiol. 53: 71-102
- THALER K. (1963): Spinnentiere aus Lunz (Niederösterreich) nebst Bemerkungen zu einigen von Kulczyński aus Niederösterreich gemeldeten Arten. – Ber. nat.-med. Verein Innsbruck 53: 273-283
- THALER K. (1979): Fragmenta Faunistica Tirolensia, IV (Arachnida: Acari: Caeculidae; Pseudoscorpiones; Scorpiones; Opiliones; Aranei. – Insecta: Dermaptera; Thysanoptera; Diptera Nematocera: Mycetophilidae, Psychodidae, Limoniidae und Tipulidae). – Veröff. Mus. Ferdinandeum 59: 49-83
- THALER K. (2002): Fragmenta Faunistica Tirolensia - XIV (Arachnida: Araneae, Opiliones; Crustacea; Insecta: Psocoptera, Diptera: Anisopodidae, Lemoniidae). – Veröff. Mus. Ferdinandeum 82/1: 39-56
- TSURUSAKI N. (1986): Parthenogenesis and geographic variation of sex ratio in two species of *Leiobunum* (Arachnida, Opiliones). – Zool. Science 3: 517-532